Über den Einfluß des Sonnen- und des diffusen Tageslichtes auf die Laubentwicklung sommergrüner Holzgewächse.

Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete.

IV. Abhandlung

von

Julius Wiesner,

w. M. k. Akad.

(Vorgelegt in der Sitzung am 16. Juni 1904.)

Auf die große Bedeutung des diffusen Tageslichtes für das Gedeihen der Pflanzen habe ich zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt. Mehrmals kam ich in meinen Schriften auf diesen wichtigen Gegenstand zurück, denselben von verschiedenen Seiten beleuchtend.[1]

Ich habe aber dabei Gelegenheit gefunden, auch das Eingreifen des direkten Sonnenlichtes in die Entwicklung der Pflanzen zu erörtern. Ich zeigte, wie in kalten Vegetationsgebieten, sei es im alpinen oder im arktischen Gebiete, die direkte Sonnenbestrahlung fördernd auf die Entwicklung der Pflanzen wirkt,[2] hob aber auch hervor, wie in trockenen Gebieten der warmen und heißen Länder die Pflanze sich gegen die starke Insolation wehrt.[3] Auch im heißfeuchten Vegetationsgebiete finden sich zahlreiche Einrichtungen, welche

---

[1] Die heliotropischen Erscheinungen II. Teil, Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss., Bd. 43 (1880); Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. Diese Sitzungsber., I., Bd. 102 (1893), II., Bd. 104 (1895), III., Bd. 109 (1900). Weitere Hinweise in meiner Biologie, 2. Aufl. Wien 1902.

[2] Photometrische Untersuchungen III.

[3] Photometrische Untersuchungen III.

der Pflanze dazu dienen, allzustarkes Licht abzuwehren.[1] Indes selbst unter den Holzgewächsen der gemäßigten Zone werden solche Schutzeinrichtungen wahrgenommen. Es tritt uns dies am anschaulichsten bei jenen Sträuchern und Bäumen entgegen, welche panphotometrische Blätter ausbilden, das sind solche Blätter, welche allerdings befähigt sind, einen großen Teil starken diffusen Lichtes aufzunehmen, aber auch einen mehr oder minder großen Teil des Sonnenlichtes abzuwehren.[2] Hingegen bringen uns die zahllosen Gewächse mit euphotometrischem[2] Laube die hohe Bedeutung des diffusen Tageslichtes zur Anschauung: Diese Gewächse stellen ihre Flächen konstant senkrecht auf die Richtung des stärksten diffusen Lichtes des ihnen zukommenden Lichtareals.

Durch eingehende photometrische Studien bin ich zu dem Resultate gelangt, daß unsere krautartige Frühjahrsvegetation, insbesondere jene Frühlingspflanzen, welche sehr frühzeitig sich entfalten und auf freiexponierten Standorten auftreten, durch die Sonnenbeleuchtung eine Förderung erfahren, desgleichen unsere sommergrünen Holzgewächse, deren Laubentwicklung in das Frühjahr fällt, gerade rücksichtlich ihrer Laubbildung.

Über die Förderung der Frühlingsvegetation durch direkte Besonnung werde ich bei späterer Gelegenheit meine Erfahrung mitteilen. Die vorliegende Schrift hat den Zweck, zu zeigen, wie sich die sommergrünen Holzgewächse unter sonst gleichen Vegetationsbedingungen verhalten, wenn sie ausschließlich dem diffusen Lichte ausgesetzt sind und wie sie sich ausbilden, wenn sie auch der Sonnenbeleuchtung zugeführt werden.

Es scheint mir aber hier notwendig, zunächst an eine wichtige Tatsache zu erinnern, welche ich schon bei früherer Gelegenheit eingehend erörtert habe, nämlich die Beschaffenheit des bei sogenannter Sonnenbeleuchtung herrschenden Lichtes betreffend.

[1] Wiesner, Pflanzenphysiologische Mitteilungen aus Buitenzorg, I. Beobachtungen über die Lichtlage tropischer Gewächse. Diese Sitzungsber., Bd. 103 (1899).

[2] Wiesner, Über die Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biologisches Zentralblatt, Bd. 19 (1899).

Es gelingt nämlich nur im Experiment, reines (paralleles) Sonnenlicht auf die Pflanze einwirken zu lassen. Unter natürlichen Verhältnissen ist die Pflanze bei bedecktem Himmel der ausschließlichen Wirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt; ist aber der Himmel unbedeckt, so fällt auf die Pflanze immer ein Gemisch von direktem Sonnen- und diffusem Tageslichte. Gewöhnlich spricht man in einem solchen Falle von direkter Sonnenbeleuchtung und beachtet nicht den Strahlungsanteil, welcher als zerstreutes Licht auf die Pflanze wirkt. Dieser Anteil kann aber bei niederem Sonnenstande sogar bedeutend größer sein als der von der Sonne direkt ausgehende. Ich kann auf diesen Gegenstand hier nicht näher eingehen, sondern muß mich mit diesen Bemerkungen begnügen und verweise im übrigen auf meine diesbezüglich veröffentlichten Untersuchungsergebnisse.[1]

In meinen bisher veröffentlichten Studien über den Lichtgenuß der Holzgewächse habe ich fast ausschließlich nur auf jene Werte des Lichtgenusses Rücksicht genommen, welche sich einstellen, wenn die Belaubung vollendet ist. Dann ist der Lichtgenuß innerhalb bestimmter Grenzen stationär geworden. Durchgängig sind in meinen zahlenmäßigen Angaben über den »Lichtgenuß« (»Photolepsie«)[2] nur die stationären Werte gemeint.

---

[1] Untersuchungen über das photochemische Klima von Wien, Kairo und Buitenzorg (Java) von J. Wiesner unter Mitwirkung von W. Figdor, F. Krasser und L. Linsbauer. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. mathem.-naturw. Kl., Bd. 44 (1896). Ferner: Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Ebenda, Bd. 47 (1898).

[2] Ich wurde von mehreren Seiten ersucht, für den Ausdruck »Lichtgenuß« einen (griechischen) internationalen Ausdruck in Anwendung zu bringen. So unter anderen von Percy Groom, dem Übersetzer von Schimper's Pflanzengeographie auf pflanzenphysiologischer Grundlage. Ich meinte nun, daß sich der deutsche Terminus einbürgern würde. Späteren Anregungen habe ich Folge gegeben, schon aus dem Grunde, weil, wenn nicht von meiner Seite der gewünschte Terminus eingeführt werden würde, dies von anderer Seite geschehen würde. Ich habe ähnliches ja selbst erlebt; man hat die von mir entdeckte Beschleunigung der Transpiration grüner Pflanzen im Lichte als Chlorovaporation bezeichnet. So schlug ich also den Ausdruck »Photolepsie« (Compt. rend. 1904 Mai) vor. Die Folge wird lehren, ob dieser Terminus mehr Anwert finden wird als der bisher gebrauchte Ausdruck »Lichtgenuß«.

Allein ich wies schon früher auf die geringe Lichtreduktion, welche in der Krone entlaubter Holzgewächse stattfindet, hin und hob die Vorteile hervor, welche durch diesen hohen Lichtgenuß der Pflanze während der Belaubung zufallen. Auch betonte ich die in ökologischer Beziehung bemerkenswerte Tatsache, daß sich in der Regel nur solche Sträucher als Unterholz im Walde ansiedeln können, welche ihr Laub entfalten, bevor der Wald selbst belaubt ist.[1]

Auch habe ich später das Sinken des Lichtgenusses vom Beginne der Belaubung bis zur Erreichung des stationären Wertes an einem speziellen Beispiele (Birke, *Betula alba [verrucosa]*) erläutert[2] und in einer Note, in welcher ich die Anpassung der Pflanze an die Lichtstärke erörterte, meine bis dahin gesammelten diesbezüglichen Erfahrungen in den Satz zusammengefaßt, daß die Minima des Lichtgenusses vom Beginne bis zur Vollendung der Belaubung immer mehr und mehr sinken und endlich einen stationären Wert annehmen.[3]

Für die Zwecke der vorliegenden Abhandlung ist es erforderlich, auf diesen Gegenstand näher einzugehen. Vor allem führe ich einige meiner Beobachtungen über die im Beginn der Belaubung herrschenden Minima des Lichtgenusses an und stelle dem »Anfangsminimum« den entsprechenden stationären Wert gegenüber, um zu zeigen, wie hoch im Vergleiche zu dem letzteren die ersteren sich gestalten.

	Anfangsminimum	Stationärer Wert
1. *Larix decidua*	$\frac{1}{1 \cdot 2}$ bis $\frac{1}{2}$	$\frac{1}{5}$
2. *Ailanthus glandulosa*	$\frac{1}{1 \cdot 4}$ bis $\frac{1}{2 \cdot 2}$	$\frac{1}{22}$
3. *Acer platanoides*	$\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4 \cdot 2}$	$\frac{1}{55}$
4. *Fagus silvatica* (Waldbaum)	$\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$	$\frac{1}{60}$

[1] Photom. Unters., I, p. 312.

[2] Photom. Unters., II, p. 660.

[3] Compt. rend. 1904 Mai. Vgl. auch Photom. Unters., II, p. 660.

In Betreff der Anfangsminima seien noch folgende Beispiele angeführt:

Crataegus oxyacantha .... $\frac{1}{2 \cdot 2}$ bis $\frac{1}{3}$

Prunus Padus .... $\frac{1}{2 \cdot 2}$ bis $\frac{1}{3 \cdot 5}$

Ulmus campestris .... $\frac{1}{1 \cdot 5}$ bis $\frac{1}{5}$

Viburnum lantana .... $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{3}$

Platanus occidentalis .... $\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{4}$

Damit ist also ausgedrückt, daß z. B. die Platane im Beginne der Belaubung die Hälfte bis ein Viertel des gesamten Tageslichtes empfängt, *Viburnum lantana* die Hälfte oder den dritten Teil desselben u. s. w.

Diese Anfangsminima scheinen weniger konstant als die nach Vollendung der Belaubung sich einstellenden stationären Werte der Photolepsie zu sein. Daß indes auch diese letzteren mit der geographischen Breite und Seehöhe sich verändern und auch nicht unbeeinflußt sind von den Ernährungsverhältnissen der Individuen und noch anderen Momenten, habe ich in früheren Abhandlungen genügend auseinandergesetzt.

Wenn man die Anfangsminima mit den stationären Minimis vergleicht, so springt wohl in die Augen, daß erstere stets beträchtlich höher als die letzteren sind; doch findet keine feste Proportionalität zwischen den ersteren und den letzteren statt. Aber insoferne scheint doch ein Parallelismus zwischen beiden vorzuherrschen, als häufig einem hoch gelegenen stationären Werte ein relativ hohes Anfangsminimum entspricht.

Beim Niederschreiben dieser Abhandlung (Mai 1904) kam mir eine sehr interessante und inhaltsreiche Schrift von Hesselman[1] zu, in welcher im Anschlusse an meine Unter-

[1] Henrik Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Mitteilungen aus dem bot. Inst. der Universität zu Stockholm. Jena 1904. (Beihefte zum bot. Centralblatt.)

suchungen über den Lichtgenuß der Pflanzen sehr eingehende Beobachtungen über den Lichtgenuß sommergrüner Gewächse mitgeteilt werden. In dem Kapitel »Über die Bedeutung des Frühlingslichtes auf die Ausbildung des Assimilationsgewebes etc.«[1] weist Hesselman auf die hohen Lichtintensitäten hin, welche die sommergrünen Gewächse zur Zeit des Austreibens der Knospen genießen und bestimmt dieselben nach meiner Methode für *Corylus avellana* mit $\frac{1}{2\cdot 5}$ bis $\frac{1}{3}$.

Hesselman ist also bezüglich der Anfangsminima zu analogen Resultaten wie ich gekommen.

Diese hohen Minima, welche im Beginne der Belaubung herrschen, deuten schon darauf hin, daß in dieser Periode das Sonnenlicht viel reichlicher auf das sich entwickelnde Laub einwirken muß, als wenn die Belaubung vollzogen ist. Schon der Augenschein lehrt, daß die Einstrahlung von Sonnenlicht in den vollkommen belaubten Baum je nach der Art desselben dem Grade nach eine sehr verschiedene ist. Man vergleiche etwa die Buche mit der Lärche. Es ist ohneweiters ersichtlich, daß die Menge des direkten Sonnenlichtes, welches in die belaubte Krone der Lärche einstrahlt, weitaus größer sein wird als jene, welche in die Buche eindringt.

So gewinnt es also schon von vornherein den Anschein, daß die Holzgewächse desto mehr an die direkte Sonnenbestrahlung angewiesen sind, je höher die Minima des Lichtgenusses gelegen sind.

Von nicht geringem Interesse erscheint mir die Tatsache, daß man im Experimente die Laubentwicklung bei weitaus niedereren Lichtintensitäten herbeiführen kann, als jene Lichtstärken sind, unter welchen sie sich in der freien Natur zu vollziehen beginnen. Es muß hiebei aber die Beleuchtung so gewählt werden, daß die einzelnen Sprosse der zu untersuchenden Pflanze nicht wie in der Natur ungleichen, sondern möglichst gleichen Beleuchtungen ausgesetzt sind. Man erreicht im Experimente die gleichmäßige Beleuchtung entweder durch langsame Rotation der aufrechten Pflanze um eine vertikale Achse

[1] L. c. p. 402 bis 410.

oder durch ausschließliche Beleuchtung in gleichmäßigem Oberlichte oder indem man an einer aufgerichteten Pflanze nur die dem Vorderlichte zugewendeten Knospen zur Entfaltung kommen läßt und die anderen verdunkelt oder wegschneidet.

Nunmehr kann man das Laub sommergrüner Holzgewächse bei einer Lichtintensität zur Entwicklung bringen, welche nicht nur tief unter dem Anfangsminimum gelegen ist, sondern selbst bei Lichtstärken, welche unterhalb des Minimums des Lichtgenusses (stationärer Wert) gelegen sind. So sah ich bei mehreren Versuchen das Laub von *Acer platanoides* sich anscheinend noch normal bei einer Lichtintensität von $\frac{1}{100}$ entwickeln, während, wie ich schon hervorhob, das Anfangsminimum für die Laubentwicklung dieses Baumes bei $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4 \cdot 2}$ gelegen ist und das stationäre Minimum dem Werte $\frac{1}{55}$ entspricht. Bei $\frac{1}{100}$ (Ende April und anfangs Mai) sah ich noch keine Spur von Etiolement; dies stellte sich erst bei viel kleineren Lichtintensitäten ein. Selbst bei $\frac{1}{1000}$ war aber noch kein vollständiges Etiolement zu konstatieren.

Wie kommt es nun, daß die in der freien Natur zur normalen Entwicklung gelangenden Individuen sommergrüner Holzgewächse so hohe Minima aufweisen? Der Grund hiefür liegt in der Tatsache, daß die im hellen (günstigen) Lichte zur Entwicklung gelangenden Sprosse die minder gut beleuchteten mehr oder minder vollständig zu unterdrücken vermögen. Ich habe mich durch Lichtmessungen davon überzeugt, daß Laubknospen in einem zu ihrer Entwicklung ausreichenden Lichte zugrunde gehen, wenn andere Knospen besser beleuchtet sind. So fand ich, daß bei *Acer platanoides* Laubknospen, welche einem Lichtgenuß von $\frac{1}{40}$ ausgesetzt sind, durch Knospen unterdrückt werden, welche eine Lichtstärke von $\frac{1}{3}$ genießen. Bei *Philadelphus coronarius* kann man häufig schon ohne Lichtmessung die Unterdrückung minder gut beleuchteter Knospen

wahrnehmen. Knospen, welche $\frac{1}{2}$ genießen, unterdrücken oft schon Knospen, welche $\frac{1}{20}$ ausgesetzt sind und doch bildet sich dieser Strauch noch bei $\frac{1}{35}$ anscheinend gut aus.[1]

Auch bei krautartigen Pflanzen liegen die im Freien beobachteten Minima des Lichtgenusses beträchtlich höher als jene, welche im Experiment zu beobachten sind.

Diese Erscheinung ist darauf zurückzuführen, daß man in der Kultur alle Konkurrenz ausschließt, in der freien Natur aber

---

[1] Auf die merkwürdige Korrelation der Laubentwicklung ungleich beleuchteter Seitensprosse habe ich schon vor längerer Zeit (1895) hingewiesen. (Lichtgenuß der Pflanze mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien etc., l. c. p. 608). Es wird dort auf Grund von Versuchen, welche mit verschiedenen sommergrünen Holzgewächsen angestellt wurden, gezeigt, »daß die am günstigsten beleuchteten Knospen zur normalen Entwicklung kommen und die ungünstig beleuchteten unterdrücken« und es wird diese Erscheinung »als Folge einer durch das Licht induzierten Korrelation der Organe« dargestellt. Es ist diesbezüglich auch zu vergleichen: Wiesner Photom. Unters. I. (1893).

In der zuerst genannten Abhandlung habe ich auf eine interessante Arbeit von Jost, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XII (1894), p. 194, reflektiert, welche den Einfluß der Beleuchtung und Verdunklung auf die Laubentwicklung der Rotbuchen erörtert.

Jost ist zu folgenden Resultaten gelangt:

1. Der ganze Baum am Licht: Allgemeine Wachstumsförderung durch das Licht; alle Knospen treiben aus.

2. Der ganze Baum im Dunkeln: Allgemeine Wachstumshemmung; nur einzelne Knospen treiben und verhindern die andern am Wachsen.

3. Der Baum im allgemeinen am Licht, nur einzelne Knospen verdunkelt: Förderung aller Lichtknospen; anderseits Hemmung der im Dunkeln befindlichen Knospen sowohl durch die Dunkelheit als auch durch die andern treibenden Knospen.

4. Der Baum im Dunkeln, nur einzelne Knospen im Lichte: Normales Austreiben der am Lichte befindlichen Zweige; nicht so vollkommene Hemmung der Knospen im Dunkeln, wie im vorigen Falle.

Jost findet also, daß auch im Finstern die besser sich entwickelnden Knospen die andern unterdrücken. Gerade jener Fall, der zur Erklärung der hohen Anfangsminima des Lichtgenusses normal beleuchteter Bäume heranzuziehen ist, nämlich das Verhalten ungleich beleuchteter Sprosse, ist von Jost nicht in Betracht gezogen worden.

die Pflanze den Kampf mit zahlreichen Konkurrenten zu führen hat und bei geringeren als jenen Lichtintensitäten, bei welchen wir sie im Freien gedeihen sehen, andern Mitbewerbern weichen muß.

Die Epitrophie der Verzweigung beruht, so weit sie in der Ontogenese zustande kommt (z. B. bei *Salix*), auf diesem Verhalten. Bei vertikaler Stellung der Hauptsprosse kann dieses Verhalten zur Unterdrückung von tiefer stehenden Sprossen durch höher situierte führen. Durch amphitrophe Verzweigung weicht die Natur den Verlusten an Trieben aus, welche im Gefolge dieses merkwürdigen Verhaltens sich einstellen.[1]

Auf diese und ähnliche Verhältnisse habe ich schon bei früheren Gelegenheiten die Aufmerksamkeit gelenkt.[2]

Die außerordentliche Höhe der Anfangsminima der Photolepsie sommergrüner Gewächse macht es schon von vornherein sehr wahrscheinlich, daß das Sonnenlicht bei der Laubentwicklung derselben beteiligt ist. Inwieweit das Sonnenlicht (nämlich in dem oben erörterten Sinne) hierbei eine Rolle spielt, ob es für die Laubentwicklung notwendig ist oder nur begünstigend eingreift, soll auf Grund meiner Beobachtungen in Kürze erörtert werden.

Vorher möchte ich aber noch auf Versuche zurückverweisen, welche ich mit verschiedenen krautigen unter normalen Verhältnissen befindlichen Pflanzen verschiedener Art, darunter auch solchen, welche an sonnigen Standorten vorkommen, anstellte, um zu prüfen, ob man im stande ist, dieselben ausschließlich im diffusen Tageslichte zur vollkommenen Entwicklung zu bringen. Es waren dies *Reseda odorata*, *Impatiens Balsamina*, *Tropaeolum majus*, *Ipomœa purpurea* und *Sedum acre*. Die Pflanzen waren so aufgestellt, daß sie nur von Norden her beleuchtet waren. Die Aufstellung war allerdings insoferne eine für diese Pflanzen sehr günstige, als sie ungehindert fast das Licht des halben Himmels empfingen. Ich hatte dabei den Vorteil, daß die Versuchspflanzen stets an derselben Stelle

---

[1] Über epitrophe und amphitrophe Verzweigung. Wiesner, Anisomorphie. Diese Sitzungsberichte, Bd. 101 (1892).

[2] Phot. Untersuchungen, II, p. 608.

bleiben konnten, ohne auch nur von einem einzigen Sonnenstrahl getroffen zu werden. Ich brauchte nur in der kurzen Periode, in welcher die Sonne so weit nach Norden vorgeschritten war, daß sie ein paar Tage hindurch meine Versuchsobjekte durch kurze Zeit schwach streifte, für eine Abblendung der direkten Sonnenstrahlen zu sorgen. Die Beleuchtung war eine schwache, wie meine lichtklimatischen Untersuchungen lehren. Um die Beleuchtung des Nordhimmels im Vergleiche zu andern Orientierungen zu charakterisieren. hebe ich folgende Beobachtung hervor:

Das Lichtintegral betrug in Wien am 24. Mai 1898 bei einer Lichtsumme des gesamten Tageslichtes = 342, am Nordhimmel = 52, am Südhimmel = 172, am Osthimmel = 121 und am Westhimmel 117.[1] Meine Versuchspflanzen waren während der ganzen Versuchszeit (April bis September) im Durchschnitte bloß etwa dem vierten Teile des gesamten Tageslichtes ausgesetzt, welches letztere sie vollständig genossen hätten, wenn sie völlig frei exponiert gestanden wären. Aber trotz der angewendeten relativ schwachen Beleuchtung kamen die ersten vier Pflanzen zur Blüte, ja zur Fruchtreife und bildeten keimfähige Samen aus. *Reseda* erzeugte nur verhältnismäßig wenige Blüten. *Sedum acre* bildete unter den gegebenen Beleuchtungsverhältnissen die Vegetationsorgane sehr gut aus, gelangte aber nicht zur Blüte.[2]

Es ist aus diesen Versuchen zu ersehen, daß selbst sehr lichtbedürftige Pflanzen ohne Sonnenlicht sich vollkommen normal entwickeln können, selbst wenn sie nur etwa dem vierten Teil des gesamten Tageslichtes ausgesetzt sind.

Meine Versuche mit sommergrünen Holzgewächsen wurden in der gleichen Weise wie die mit den früher genannten fünf Pflanzenarten vorgenommen. Ich berichte zuerst über die mit der Buche *(Fagus silvatica)* angestellten Versuche. Die Bäumchen waren in Topfkultur gehalten. Ein Teil derselben

[1] Wiesner, Beiträge zur Kenntnis des photochemischen Klimas im arktischen Gebiete. Denkschr. der kaiserl. Akad. der Wiss., Wien. Bd. 67 (1898). Daselbst auch p. 32 eine graphische Darstellung der Himmelsbeleuchtung.

[2] Wiesner, Compt. rend. 2. Mai 1898.

war dem Lichte des nördlichen Himmels ausgesetzt und während der ganzen Versuchszeit (April bis Mitte Juni) traf sie kein Sonnenstrahl.

Um die Wirkung der direkten Besonnung kennen zu lernen, wurde ein Teil der Versuchspflanzen auch dem östlichen und südlichen Himmelslichte ausgesetzt und auch der Beleuchtung im vollen Tageslichte unterworfen.

Die Aufstellung der Versuchspflanzen erfolgte in der Weise, daß die mittleren Lichtsummen auf den Aufstellungsorten zur Versuchszeit folgende Werte darstellten:

Freie Exposition: Lichtsumme (Integral) des gesamten diffusen Tageslichtes .... = 100
Nordlage: Lichtsumme (Integral) des gesamten diffusen Tageslichtes .... = 28
Ostlage: Lichtsumme (Integral) des gesamten diffusen Tageslichtes .... = 24
Südlage: Lichtsumme (Integral) des gesamten diffusen Tageslichtes .... = 26

Es war beabsichtigt, die Lichtsumme in der Nord-, Ost- und Südlage konstant zu machen und auf den Wert 25 ($\frac{1}{4}$ des gesamten diffusen Lichtes) zu bringen, was aber, wie obige Zahlen lehren, nicht vollkommen gelungen ist, indes auf die abgezogenen Hauptresultate, wie wir sehen werden, keinen wesentlichen Einfluß hatte.

In der Nordlage empfingen die Versuchspflanzen nur diffuses Licht. In der Ost- und Südlage aber außer dem diffusen noch direktes Sonnenlicht.

Der Überschuß an Licht, welchen die Pflanzen in der Ost- und Südlage im Vergleiche zu den Pflanzen der Nordlage empfingen, entsprach dem direkten Sonnenlicht. Natürlich war dieser Überschuß in der Südlage größer als in der Ostlage, infolge der größeren Sonnenhöhe.

Der Versuch mit der in der Nordlage befindlichen Pflanze begann am 9. April, noch vor dem Schwellen der Knospen. Alsbald stellte sich Knospenschwellen ein und am 20. April waren die ersten Blattspitzen sichtbar. Am 1. Mai traten die

ersten Blattflächen hervor. Am 21. Mai war die Belaubung vollendet. Alle Stengelglieder der neuen Sprosse waren unentwickelt, die ziemlich normal aussehenden Blätter waren schwach behaart. Die Blätter hatten eine durchschnittliche Länge von 42 *mm* und eine durchschnittliche Breite von 25 *mm*. Die Entwicklungsperiode des Laubes hatte eine Dauer von 30 Tagen.

In der Ostlage trat auch bald nach der Aufstellung (9. April) das Schwellen der Knospen ein. Die ersten Blattspitzen der sich öffnenden Knospen wurden am 16. April sichtbar. Schon am 17. April lagen die ersten Blattflächen frei. Auch hier bildeten sich nur Kurztriebe aus, denn alle Stengelglieder der neuen Sprosse waren unentwickelt. Die normal aussehenden Blätter waren im Vergleiche zu den in der Nordlage befindlichen bedeutend stärker behaart. Die Blätter hatten dieselben Dimensionen, wie die in der Nordlage gestandenen und erschienen etwas lebhafter grün gefärbt als die der Vergleichspflanzen. Am 8. Mai war die Belaubung vollendet. Die Belaubungsperiode der Sprosse hatte eine Dauer von nur 22 Tagen.

Südlage. Aufstellung am 9. April. Die ersten Blattspitzen erschienen am 13. April, die Blattflächen wurden am 14. April sichtbar. Die Belaubung war am 5. Mai vollendet. Es bildeten sich teils Kurz-, teils Langsprosse aus, deren längste Internodien 6 *mm* erreichten. Die Blätter waren auch stärker als die in der Nordlage zur Entwicklung gekommenen behaart, hatten eine durchschnittliche Länge von 53 *mm* und eine durchschnittliche Breite von 34 *mm*. Vom Öffnen der Knospen bis zur vollständigen Ausbildung des Laubes verstrich gleichfalls ein Zeitraum von 22 Tagen; aber, wie aus den mitgeteilten Daten zu ersehen ist, trat die vollständige Belaubung früher als in der Ostlage ein.

Im gesamten Tageslichte verlief die Entwicklung ähnlich so wie in der Südlage, mit dem kleinen Unterschiede, daß die ganze Ausbildung der Belaubung bloß 20 Tage in Anspruch nahm, also ein noch früherer Abschluß der Zweigentwicklung sich einstellte als in der Südlage.

Aus diesen Versuchsreihen geht unzweifelhaft hervor, daß für die Laubentwicklung der Rotbuche das diffuse Tageslicht ausreicht, daß aber das direkte Sonnenlicht die Laubentwicklung dieser Baumart beschleunigt und befördert.

Zur Laubentwicklung ist, wie nunmehr der Vergleich der Anfangsminima des Lichtgenusses mit den stationären Werten lehrt, eine viel größere Lichtstärke erforderlich als zur Assimilation, welche ja bei dem niederen stationären Werte auch noch, wenn auch in vermindertem Maße, stattfindet.

Daß zur Laubentfaltung höhere Lichtstärke als zur Assimilation selbst bei einem und demselben Gewächse erforderlich ist, lehren ja auch die immergrünen Holzgewächse, welche, wie ich schon bei früherer Gelegenheit hervorhob, die Laubknospen nur in der Peripherie der Krone zur Entfaltung bringen, während bei den entlaubten sommergrünen Gewächsen auch weit entfernt von der Peripherie der Krone noch Laubsprosse sich entwickeln können.[1]

Es scheint mir zweifellos, daß die direkte Besonnung die Laubentwicklung aller unserer sommergrünen Gewächse, deren Belaubung in den Frühling fällt, befördert. Es geht dies nicht nur aus den mitgeteilten, auf die Buche bezugnehmenden Beobachtungen, sondern auch aus zahlreichen Versuchen hervor, welche ich mit anderen unserer Laubhölzer angestellt habe, insbesondere mit Ahornen *(Acer campestre* und *Acer platanoides)*, ferner aus vielen im Freien angestellten Beobachtungen. Diese letzteren beziehen sich auf Holzgewächse verschiedener Art, welche auf ihrem natürlichen Standort eine starke Einschränkung ihres Lichtgenusses erfahren haben.

An frei exponierten Bäumen wird man bei den nach den Himmelsrichtungen orientierten Partien der Sprosse einen Einfluß der Lage auf die Laubentwicklung nicht oder nur in sehr schwachem Grade bemerken, nicht nur, weil ja bei solchem Vorkommen auch die Nordseite von der Sonne bestrahlt ist, und zwar umsomehr, je weniger dicht das Gezweige ist, sondern auch, weil in solchem Falle die große Masse des

---

[1] Photom. Unters. I, p. 309 und 310.

einfallenden diffusen Lichtes die Unterschiede in der durch die Orientierung nach den Weltgegenden bedingten Beleuchtung stark verringert.

Man kann es wohl mit Bestimmtheit aussprechen, daß die Laubentwicklung unserer sommergrünen Holzgewächse, zumal in der doch noch relativ kalten Epoche, durch die direkte Besonnung gefördert wird. Es zeigt sich also in Bezug auf die Belaubung unserer sommergrünen Holzgewächse eine analoge Erscheinung wie bei der gesamten nordischen und alpinen Vegetation und auch bei unseren krautigen Frühlingspflanzen, welche bei ihrer Entwicklung aus dem direkten Sonnenlichte Nutzen ziehen. Der Zweck der vollständigen Entlaubung unserer sommergrünen Gewächse liegt klar zu Tage: der Einstrahlung des Gesamtlichtes (mit paralleler Sonnenstrahlung) möglichsten Spielraum zu gönnen.

Daß die Laubentwicklung auf starke Lichtintensitäten angewiesen ist, zeigt sich noch deutlicher als bei den in unseren Gegenden heimischen sommergrünen Holzgewächsen bei jenen gleichfalls sommergrünen Sträuchern und Bäumen, welche wärmeren Gegenden entstammen, also zur Zeit der Vegetation in ihren Heimatländern größerer Lichtstärke ausgesetzt sind.

Zu meinen Versuchen dienten *Robinia pseudoacacia*, *Amorpha fruticosa* und *Broussonetia papyrifera*, die beiden ersteren in warmen Gebieten Nordamerikas, die letztere in warmen Gebieten Ostasiens heimisch. Die Akklimatisation dieser drei Bäume ist bei uns vollkommen geglückt; allein ihre Herkunft aus wärmeren Ländern spricht sich in unseren Gärten und Anlagen darin aus, daß sie sich hier erst sehr spät belauben.

Die Versuche, welche ich mit diesen drei Holzgewächsen ausführte, waren den oben mitgeteilten auf die Buche bezugnehmenden analog. Es wurden in Töpfen kultivierte Exemplare verwendet und auch die Aufstellung war die gleiche. Es ist selbstverständlich, daß die zu den Versuchen verwendeten Individuen sorgfältig ausgewählt wurden, um zu möglichst gut vergleichbaren Resultaten gelangen zu können. Die Pflanzen wurden möglichst gleichmäßig gut kultiviert und es wurde dafür Sorge getragen, daß, abgesehen von der im Versuche variierten

Beleuchtung, die übrigen Vegetationsbedingungen möglichst konstant blieben, insbesondere Lufttemperatur, Luft- und Bodenfeuchtigkeit. So weit die direkte Sonnenbeleuchtung auf die Temperatur Einfluß nahm, waren die Versuchspflanzen allerdings verschiedener Temperatur ausgesetzt.

Die Versuche begannen anfangs Mai und wurden Mitte Juni abgebrochen.

Während der Versuchszeit herrschten im Mittel folgende Beleuchtungsverhältnisse:

Freie Exposition: Lichtsumme (Integral) des gesamten diffusen Tageslichtes 100

Nordlage (N): Lichtsumme (Integral) des diffussen Tageslichtes 33

Ostlage (E): Lichtsumme (Integral) des diffusen Tageslichtes 30

Südlage (S): Lichtsumme (Integral) des diffusen Tageslichtes . . . . 35[1]

Versuche mit *Robinia pseudoacacia.*

Die Aufstellung erfolgte auf den Standorten N, E und S am 9. Mai.

N. Beginn des Treibens am 25. Mai. Die Entwicklung des Laubes ging sehr langsam vonstatten. Am 26. Mai waren die gegen E und S exponierten Pflanzen schon reich belaubt, während die N-Pflanze noch im Beginne der Belaubung stand. Am 10. Juni war die Pflanze reich beblättert, sie hatte 120 Blätter ausgebildet, welche ganz normal aussahen, ja sogar merklich intensiver grün gefärbt erschienen als die E- und S-Pflanze. Die Pflanze treibt noch weiter.

E. Das Treiben begann am 17. Mai. Bis zum 10. Juni hatten sich 136 Blätter gebildet. Die Pflanze treibt noch weiter.

S. Das Treiben wurde schon am 15. Mai konstatiert. Bis zum 10. Juni hatten sich 135 Blätter gebildet. Die Pflanze treibt noch weiter.

---

[1] Es war beabsichtigt, bei jeder der Expositionen (N, E und S) den dritten Teil des gesamten diffusen Tageslichtes herrschen zu lassen, was aber nicht vollständig gelang.

Blätter und Blättchen aller drei Versuchspflanzen stimmen in den Dimensionen miteinander nahezu überein. Eine eingehende Messung hat gelehrt, daß die Blättchen der N-Pflanze eben merklich größer waren als die der E- und S-Pflanze.

Mittlere Gewichte der am vollkommensten ausgebildeten Blätter.

N........	0·335 *g*
E........	0·328 *g*
S........	0·357 *g*.

Lebendgewicht des ganzen Laubes.

N........	35·60 *g*
E........	39·07 *g*
S........	47·74 *g*.

Erwähnenswert scheint es mir, daß die Sprosse der N-Pflanze viel gedrungener waren als die der E- und S-Pflanze; es hatten nämlich die Stengelglieder durchschnittlich nur den dritten Teil der Länge im Vergleiche zu den Internodien der beiden letzteren, welche im Mittel fast ganz miteinander übereinstimmen. Man sollte vermuthen, daß die auf dem E- und S-Standorte zur Wirkung gekommenen größeren Lichtintensitäten eine stärkere Hemmung des Längenwachstums der Internodien hätten bewirken sollen. Allein tatsächlich war dies nicht der Fall. Und dies scheint mir umso bemerkenswerter, als, wie die zuletzt angeführten Zahlen lehren, die Produktion an organischer Substanz doch eine relativ recht beträchtliche war, jedenfalls nicht so gering ausfiel, als daß sich hieraus ein auffallendes Zurückbleiben der Internodien könnte ableiten lassen.

Die Pflanzen auf den Standorten E und S empfingen von der ganzen Lichtmenge nicht so viel, als es der Fall gewesen wäre, wenn die Blättchen in unveränderlicher Lage geblieben wären. Mit steigender Sonnenhöhe erhoben sich die Blättchen in der bekannten Weise, wodurch ein Teil der parallelen Strahlung nur in geschwächtem Maße diesen Organen zugeführt wurde.

Aus den vorgeführten Beobachtungen ist ersichtlich, daß das Laub der *Robinia Pseudoacacia* im ausschließlich diffusen Lichte, selbst wenn dies nur den dritten Teil des diffusen Gesamtlichtes beträgt, zu vollkommen normaler Entwicklung kommt. Die direkte Strahlung hatte allerdings eine sehr beträchtliche Beschleunigung der Entwicklung der Blätter herbeigeführt, sonst aber keine spezifische Wirkung hervorgebracht.

Versuch mit *Amorpha fruticosa.*

Beginn der Versuche wie bei *Robinia.*
Das Treiben der Knospen begann:

N	am	21. Mai
E	»	14. »
S	»	12. »

Am 28. Mai waren die E- und S-Pflanzen bereits reich belaubt, während bei der N-Pflanze die Belaubung noch sehr schwach war. Am 10. Juni war diese letztere Pflanze auch schon gut beblättert, es hatten sich aber erst 55 Blätter vollkommen ausgebildet, während die E-Pflanze 94 und die S-Pflanze 86 hervorbrachte. Die Blätter hatten sich an allen Standorten in anscheinend völlig gleicher Weise ausgebildet. Nur waren die der N-Pflanze erkennbar dunkler gefärbt.

Es zeigt sich also auch hier dieselbe Erscheinung wie bei *Robinia*, daß nämlich auf dem N-Standort das gebildete Chlorophyll besser erhalten bleibt als an dem S- und E-Standorte. Offenbar reichen die Schutzeinrichtungen gegen Chlorophyllzerstörung durch das Licht bei diesen beiden Gewächsen nicht völlig aus, um sie gegen die starke direkte Strahlung bei hohem Sonnenstande genügend zu schützen. Dieser Schutz ist, wie bekannt, hauptsächlich darin zu suchen, daß die Blättchen sich bei hohem Sonnenstande in die Richtung des einfallenden Lichtes zu stellen trachten. Werden sie künstlich in jener Lage zurückgehalten, welche sie bei mäßiger Beleuchtung angenommen haben, unter welchen Verhältnissen sie von den Sonnenstrahlen unter großen bis 90° gehenden Winkeln

getroffen werden, so verlieren sie, wie ich schon früher zeigte, einen Teil ihres Chlorophylls.[1]

Am 10. Juni trieben noch alle drei Pflanzen weiter.

Mittlere Lebendgewichte der am vollkommensten ausgebildeten Blätter.

N	1·030 *g*
E	1·033 *g*
S	1·061 *g*

Lebendgewicht des ganzen Laubes.

N	36·85
E	51·52
S	61·88

Auch an *Amorpha* wurden am N-Standorte weitaus gedrungener gebaute Sprosse als auf den E- und S-Standorten beobachtet. Auch hier zeigte sich also, daß die Internodien der nur im diffusen Lichte gestandenen Pflanzen bei sonst normaler Ausbildung des Laubes eine auffallend geringere Länge als an jenen Standorten hatten, wo sie der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt waren.

Die mitgeteilten, auf *Amorpha* bezugnehmenden Beobachtungen lehren im Grunde genommen dasselbe, was sich in den parallelen mit *Robinia* angestellten ergab: daß nämlich auch die Laubsprosse der ersteren im ausschließlich diffusen Lichte zur normalen Entwicklung gelangen, selbst wenn der Anteil dieses Lichtes nur den dritten Teil des gesamten diffussen Lichtes beträgt. Die direkte Sonnenstrahlung hat auch in diesem Falle keine spezifische Wirkung hervorgebracht, sondern nur beschleunigend und begünstigend auf das Wachstum gewirkt.

Es ist hier nur von der Laubbildung die Rede gewesen. Wie die direkte Sonnenstrahlung auf die Blütenentwicklung wirkt, wurde nicht untersucht. Es sei nur bemerkt, daß die S-Pflanze *(Amorpha fruticosa)* am 4. Juni zu blühen begann, an der

[1] Wiesner: Die Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der Pflanze. Wien 1876.

E-Pflanze erst am 12. Juni die Blütenstände sichtbar wurden, an welchem Tage die N-Pflanzen noch keine Spur der Blütenanlagen erkennen ließen.

Versuche mit *Broussonetia papyrifera.*

Keines der von mir untersuchten sommergrünen Holzgewächse ergab einen so beträchtlichen Unterschied in der Ausbildung der Blätter, je nachdem sie während ihrer Entwicklung bloß dem diffusen oder auch dem Sonnenlichte ausgesetzt waren, als der Papiermaulbeerbaum. Es wurden die Topfpflanzen nach N, E und S wie in den früheren Versuchen aufgestellt, auch an demselben Tage, zu welcher Zeit diese Gewächse noch völlig unbelaubt waren, aber eben sich anschickten, ihre Knospen zu entfalten. Während die nach S orientierten Pflanzen schon am 14. Mai zu treiben begannen, trat bei der Exposition nach E das Treiben erst am 16. Mai ein und verzögerte sich bei den nach N gewendeten Exemplaren bis zum 20. Mai. Die S- und E-Exemplare waren schon schön grün belaubt (28. Mai), während das N-Exemplar noch sehr kleine, wenig entwickelte Blätter trug.

Wie die Belaubung sich bei diesen drei Expositionen gestaltete, geht aus der nachfolgenden Zusammenstellung hervor, in welcher zum Vergleiche auch noch Zahlen angeführt sind, die sich auf das Laub eines im Freien stehenden, dem vollen Tageslichte exponierten Baumes beziehen.

Exposition nach	Zahl der ausgewachsenen Blätter (10. Juni)	Dimension der größten Blätter		Gewicht der größten Blätter	Gesamtgewicht[1] der ausgewachsenen Blätter
		Länge	Breite		
N	40	11·4 [2]	6·9 *mm*	0·34 *g*	13·8 *g*
E	36	16·3	10·6	0·52	22·5
S	42	22·4	12·2	1·24	36·2
Freistehender Baum	—	24·8	14·5	1 51	—

[1] Im frischen Zustande bestimmt.

[2] Immer inklusive Blattstiel gemessen.

Es hatte sich also nicht nur eine beträchtliche Verspätung in der Laubentwicklung der bloß der Einwirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt gewesenen Pflanze eingestellt; es ist auch die entwickelte Laubmasse im Vergleiche zu der, auch der Sonnenbeleuchtung zugänglich gemachten Pflanze sehr gering ausgefallen.

Besonders auffallend ist das Zurückbleiben der Blattdimensionen bei der nach N exponiert gewesenen Pflanze. Man sieht aus obiger Zusammenstellung, daß das Blatt im völlig ausgewachsenen Zustande eine desto größere Länge und Breite erreichte, je höher die Lichtintensität war, welcher es während seiner Entwicklung ausgesetzt war.

Die förderliche Lichtwirkung ging in den mit der E und der S-Pflanze angestellten Versuchen von der direkten Wirkung der Sonnenstrahlen aus, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht ein Äquivalent gleich intensiv diffuser Strahlung die gleiche Wirkung hätte hervorbringen können; die Erörterung dieser Frage bleibe indes hier unberührt. Aber das lehrt die Versuchsreihe, daß mit der Zunahme der täglichen Lichtstärke die Blätter an Größe zunahmen.

Aus diesen Beobachtungen über die Dimensionen der Blätter der *Broussonetia papyrifera*, welche bei verschiedener Lichtintensität erwuchsen, ist zu ersehen, daß wir hier ein Gewächs vor uns haben, dessen Blätter mit der Zunahme der Lichtstärke sehr beträchtlich an Größe zunehmen. Indes sind auch die Blätter dieser Pflanze jenem Gesetze unterworfen, welches ich schon in dem ersten Teile meiner »Photometrischen Untersuchungen«[1] nachgewiesen habe: daß nämlich mit steigender Lichtintensität die Größe der (typischen) Laubblätter nur bis zu einer bestimmten Grenze (Optimum) steigt, dann aber mit weiterer Steigerung der Lichtintensität die hierbei sich entwickelnden Blätter wieder an Größe abnehmen. Wie ich damals nachgewiesen habe, liegen die Optima bei verschiedenen Pflanzen verschieden hoch. Zweifellos kommt den Blättern von *Broussonetia papyrifera* ein sehr hohes Optimum

[1] L. c. p. 330.

zu. Doch glaube ich, daß innerhalb der Verbreitungsbezirke dieses Baumes dieses Optimum überschritten wird, d. h. daß auf den Standorten dieses Baumes doch Lichtintensitäten herrschen, welche das Wachstum der hierbei sich entwickelnden Blätter herabsetzen. Ich habe dies selbst bei den in unseren Gärten auftretenden Bäumen bemerkt, indem die völlig ausgewachsenen Blätter nicht in der Peripherie des Baumes, sondern innerhalb der Krone das Maximum ihrer Dimensionen erreichen.

Es hat den Anschein, als würde das Blatt der *Broussonetia papyrifera* jede Lichtmenge ohne Gegenwehr auf sich einwirken lassen, die ihm auf seinem Standorte geboten wird und sich total anders verhalten, als die beiden auf lichtstarken Standorten vorkommenden, zuletzt abgehandelten Holzgewächse (*Robinia* und *Amorpha*), welche bei hohem Sonnenstande durch eine Variationsbewegung ihre Blättchen so stellen, daß das starke Licht, nämlich ein für sie schädlicher Lichtüberschuß, abgewehrt wird, vor allem zum Schutze des Chlorophylls[1]. Es ist aber von L. und K. Linsbauer[2] nachgewiesen worden, daß die peripher gestellten, also die am stärksten beleuchteten und der direkten Isolation am meisten ausgesetzten Blätter der *Broussonetia papyrifera* sich gerade während der Zeit der stärksten Beleuchtung durch Konkavwerden ihrer Lamina nach oben so krümmen, daß sie einen Teil des auf sie fallenden Sonnenlichtes abwehren. Es sind also die peripher situierten Blätter dieses Baumes panphotometrisch, aber dieser panphotometrische Charakter ist nur zur Zeit stärkster Beleuchtung scharf ausgeprägt. Die im Innern der Krone stehenden Blätter bleiben fortwährend flach ausgebreitet.

Im anatomischen Bau unterscheiden sich die bloß unter der Wirkung des diffusen Lichtes gestandenen Blätter der untersuchten Pflanzen nicht von den unter natürlichen Verhältnissen aufgewachsenen.

---

[1] Wiesner l. c. p. 44 ff.

[2] Über eine Bewegungserscheinung der Blätter von *Broussonetia papyrifera*. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft XXI (1903), p. 27 ff.

Auch in der Stärke der Assimilation scheinen sie sich von den auf natürlichen Standorten erwachsenen nicht zu unterscheiden. Ich habe gemeinschaftlich mit meinen Assistenten, den Herren Dr. K. Linsbauer und Dr. Jenčič, die Blätter der an den genannten Standorten erwachsenen Pflanzen der bekannten Sachs'schen Jodprobe auf Stärke unterworfen und wir waren über das Resultat erstaunt. In keinem Falle war die Stärkemenge der N-Pflanzen geringer als die der E- und S-Pflanzen. Aber in der Mehrzahl der Fälle war die durch die Jodlösung hervorgerufene Bläuung gerade an den N-Pflanzen die stärkste.

Da aber, wie wir gesehen haben, die Produktion der organischen Substanz bei den besonnt gewesenen Pflanzen eine größere war, so muß geschlossen werden, daß bei diesen Pflanzen die Ableitung der Assimilate und deren Verwertung bei dem Aufbau der Organe rascher als bei den bloß dem diffusen Lichte ausgesetzt gewesenen Individuen vor sich gegangen sein mußte.

Nach allen von mir vorgenommenen Untersuchungen kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß unsere sommergrünen Holzgewächse ihr Laub im ausschließlich diffusen Lichte zur normalen Entwicklung zu bringen befähigt sind. Das Sonnenlicht wirkt nur beschleunigend, auch wohl begünstigend, nicht aber spezifisch auf die Laubbildung ein. In der Organisation der im diffusen und im gemischten Lichte erwachsenen Blätter ergaben sich kleine, aber doch auch nur graduelle Unterschiede, so die schwache Behaarung bei im diffusen Lichte erwachsenen Blättern der Buche. Diese sommergrünen Bäume und Sträucher ziehen also aus der Bestrahlung durch die Sonne Vorteil. Es muß indes beachtet werden, daß in den obigen Versuchen die Menge des diffusen Lichtes, welches auf die in der Nordlage befindlichen Pflanzen einwirkte. nur etwa den dritten oder vierten Teil vom gesamten diffusen Tageslichte ausmachte. Es ist selbstverständlich, daß, wenn das gesamte diffuse Tageslicht auf die Pflanzen eingewirkt haben würde, die Totalwirkung auch rücksichtlich des zeitlichen Eintrittes der einzelnen Vegetationsphasen noch weniger hinter jener des gemischten (aus diffuser und direkter Sonnenstrahlung bestehenden) Lichtes zurückgestanden wäre.

Wahrscheinlich werden sich wärmeren Vegetationsgebieten angehörige sommergrüne Holzgewächse in ihrer Heimat genau so wie unsere sommergrünen Pflanzen bei uns gegen das diffuse und das gemischte Licht verhalten. Wenn solche Pflanzen bei uns diesen beiden Lichtqualitäten ausgesetzt sind, so tritt bei ausschließlicher Beleuchtung im diffusen Lichte eine sehr beträchtliche Verzögerung der Laubbildung ein.

Besonders merkwürdig ist das Verhalten der *Broussonetia papyrifera*, nämlich das starke Zurückbleiben der Blattgröße bei ausschließlich diffuser Beleuchtung im Vergleiche zu jener, welche sich im gemischten Lichte einstellt.

Wenn nun auch die vorgeführten Versuche lehren, daß das diffuse Licht bei unseren sommergrünen Gewächsen ausreicht, um deren Laub zur normalen Entwicklung zu bringen und sich zwischen den bloß im diffusen Lichte und den im gemischten Lichte zur Entwicklung kommenden Blättern nur graduelle Organisationsänderungen ergeben, so soll damit nicht gesagt sein, daß die Steigerung der durch die direkte Sonnenstrahlung bewirkten Lichtstärke nicht von großem Einflusse auf die Produktionsmenge der durch die Laubblätter erzeugten organischen Substanz sein könne. Es geht dies ja schon aus den vergleichenden mit *Broussonetia* angestellten Beobachtungen hervor. Und die durchwegs beobachtete Raschheit der Laubentwicklung im gemischten Lichte ist ein weiterer Beleg dafür. Auf einen genauen quantitativen Vergleich bezüglich der Wirkung des direkten und des diffusen Sonnenlichtes ist hier nicht eingegangen worden, es sollte nur gezeigt werden, daß das Laub der sommergrünen Holzgewächse im ausschließlich diffusen Lichte zur normalen Entwicklung gebracht werden könne und daß dieselbe bei sogenannter Sonnenbeleuchtung (nämlich im aus direktem Sonnen- und diffusem Tageslichte gemischten Lichte) stets eine zeitliche, in manchen Fällen *(Broussonetia)* eine materielle Förderung (d. i. eine relative Vermehrung der Substanzmenge) erfahre.

Die Frage, welche Wirkung die direkte Sonnenstrahlung auf die Vorgänge der Laubbildung ausübt, ist hier nur indirekt, nämlich nicht durch das direkte Experiment beantwortet

worden; wenn hier von Sonnenbeleuchtung die Rede war, so war doch immer gemischtes Licht gemeint.

In der oben genannten sehr wertvollen Abhandlung Hesselman's über das Pflanzenleben schwedischer Laubwiesen werden zahlreiche Beobachtungen über Kräuter, Stauden und Holzgewächse mitgeteilt, aus welchen unter steter Bezugnahme auf den Lichtgenuß abgeleitet wird, wie groß die Produktion der organischen Substanz im »Schatten« und »in der Sonne« sich gestaltet. Es zeigt sich im allgemeinen eine bedeutend stärkere Produktion organischer Substanz in der Sonne als im Schatten. Aber auch bei Hesselman ist, wie in meinem oben mitgeteilten Versuche, unter Sonnenlicht ein Lichtgemisch zu verstehen, welches aus direktem Sonnen- und diffusem Tageslichte besteht.

Über die spezifischen Wirkungen des direkten Sonnenlichtes behalte ich mir vor, in der Fortsetzung meiner photometrischen Untersuchungen zu berichten.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die angestellten Beobachtungen lehren, daß bei der Laubbildung sommergrüner Holzgewächse das Minimum des Lichtgenusses mit fortwährender Blattbildung immer mehr und mehr sinkt und mit Vollendung der Belaubung einen stationären Wert erreicht. (Wurde für einzelne Fälle vom Verfasser schon früher konstatiert.)

2. Die Anfangsminima sind relativ sehr hoch gelegen. Beispielsweise beträgt das Anfangsminimum bei *Fagus silvatica* (Wien, Waldbaum) $^1/_3$ bis $^1/_4$, das stationäre Minimum hingegen $^1/_{60}$.

3. Diese hohen Minima stellen sich als Anpassungserscheinungen dar, welche auf einer merkwürdigen durch Licht ausgelösten Korrelation beruhen: Es kommen in der freien Natur nur die relativ am besten beleuchteten Laubsprossen zur Ausbildung, welche die minder gut beleuchteten mehr oder weniger vollständig unterdrücken.

4. Im Experiment läßt sich das Anfangsminimum durch künstlich eingeleitete gleichmäßige Beleuchtung sehr stark herabdrücken, sogar unter das stationäre Minimum.

5. Unsere sommergrünen Holzgewächse vermögen unter dem ausschließlichen Einfluß des diffusen Tageslichtes sich normal zu belauben. Es gelang bei der Buche die Laubblätter selbst durch den vierten Teil des herrschenden diffusen Tageslichtes innerhalb der normalen Entwicklungszeit des Laubes dieses Baumes (April bis Mai) zur völligen Ausbildung zu bringen. Es wurde dies konstatiert an Pflanzen, welche durch Aufstellung gegen den nördlichen Himmel der ausschließiichen Wirkung des diffusen Tageslichtes ausgesetzt waren.

6. Durch Kultur von Holzgewächsen, welche im Experiment so gegen den östlichen oder südlichen Himmel gewendet waren, daß sie an diffusem Lichte so viel erhielten, als die nach Norden gewendeten Pflanzen, erfolgte die Laubentwicklung vergleichsweise beschleunigt, was auf die Wirkung des Sonnenlichtes zu stellen ist.

7. Bei sommergrünen Holzgewächsen, welche aus wärmeren Vegetationsgebieten stammen, tritt (hier in Wien) bei Kultur im ausschließlich diffusen Tageslichte eine noch auffallendere Verzögerung in der Belaubung im Vergleiche mit der in der Ost- und Südlage befindlichen Pflanze ein, als bei den einheimischen sommergrünen Holzgewächsen.

8. Die aus höher temperierten Vegetationsgebieten stammenden sommergrünen Holzgewächse verhalten sich, bei uns im ausschließlich diffusen Lichte gezogen, rücksichtlich der erlangten Blattgröße so wie unsere einheimischen sommergrünen Holzgewächse, insbesondere diejenigen der ersteren, welche wie *Robinia Pseudoacacia* das starke Sonnenlicht abwehren, während Holzgewächse der genannten Gebiete, welche diese Eignung nicht oder nur in geringem Maße besitzen *(Broussonetia papyrifera)*, in der Blattgröße hinter den besonnten Pflanzen zurückbleiben.

Bei diesen Gewächsen ist die durch die direkte Besonnung herbeigeführte Beschleunigung der Laubblattentwicklung im allgemeinen eine stärkere als bei unseren einheimischen sommergrünen Holzgewächsen.

9. Die im ausschließlich diffusen Tageslichte kultivierten Holzgewächse erhielten den dritten, beziehungsweise sogar nur den vierten Teil des gesamten diffusen Tageslichtes,

während die Vergleichspflanzen an dem südlichen und östlichen Standorte dem dritten, beziehungsweise vierten Teile des gesamten diffusen Tageslichtes und zudem der direkten Sonnenstrahlung ausgesetzt waren.

Durch die Sachs'sche Jodprobe wurde in der Regel die größte Stärkemenge in den bloß dem diffusen Tageslichte ausgesetzt gewesenen Blättern nachgewiesen. In keinem Falle war die Stärkemenge in den dem Nordhimmel exponiert gewesenen Blättern geringer als bei den andern Expositionen. Da aber in der Süd- und Ostlage mehr organische Substanz produziert wurde als in der Nordlage, so ist anzunehmen, daß die Ableitung der Assimilate und deren Verwertung im Aufbau der Organe bei den besonnt gewesenen Versuchspflanzen rascher vor sich gegangen sein mußte als bei den bloß dem diffusen Lichte ausgesetzt gewesenen Vergleichspflanzen.

10. Die herbstliche Entlaubung der sommergrünen Holzgewächse hat den Zweck, eine relativ große Menge von Licht und damit auch direktes Sonnenlicht den Laubknospen zu sichern, was um so erforderlicher erscheint, als die Belaubung dieser Gewächse in eine relativ kalte Periode fällt und gerade zur Laubentwicklung eine große Lichtmenge erforderlich ist.